

Importancia de la neotenia en la evolución de los crustáceos de agua dulce

por

R. MARGALEF

INTRODUCCIÓN.—Una apreciación muy generalizada del resultado morfológico de la evolución es la que considera a los organismos más complejos y más especializados como descendientes de otros más simples y más indiferenciados, pudiéndose encontrar indicios de la organización de los ascendientes en alguna fase del desarrollo de las formas más evolucionadas. Esta última teoría, conocida frecuentemente con el nombre de "ley biogenética", se expresa brevemente diciendo que la ontogenia es una recapitulación abreviada de la filogenia.

Todas estas ideas han sido sometidas modernamente a una revisión crítica (cf. DE BEER, 1940; SCHINDEWOLF, 1946; CLOUD, 1948). Es cierto que los caminos de la evolución conducen generalmente hacia un aumento de complejidad estructural y que existe cierto paralelismo entre ontogenia y filogenia por tratarse de procesos que hacen pasar ambos una estructura simple a otra complicada, usando mecanismos que, por ser biológicos, son similares. Pero es peligroso exagerar el alcance de estas nociones generales. Cada organismo, con todas sus fases de desarrollo, forma una unidad, y una mutación que acarree un cambio morfológico con significado evolutivo, puede manifestarse de muy diferentes maneras. Puede actuar, por ejemplo, en fases tempranas de la ontogenia, produciendo desde entonces una divergencia notable en el desarrollo sucesivo; o bien prolongar el desarrollo añadiendo nuevas etapas de especialización; o, a la inversa, detener el desarrollo morfológico de ciertos caracteres de tal manera que éstos queden en el adulto en una forma definitiva similar a la que fué transitoria en sus antepasados.

Esta última manera de introducirse cambios morfológicos en una especie se ha llamado: neotenia filogenética, pedomorfosis, pedogénesis o, sencillamente, neotenia. Para una discusión de la propiedad y alcance de los diferentes términos, véase DE BEER (1940 a) y CLOUD (1948). El importante papel que la neotenia ha desempeñado en la evolución de las

especies ha sido puesto de manifiesto, de un modo especial, por DE BEER. La neotenia está en oposición con la "ley biogenética", pues por aquélla, caracteres que son definitivos en el descendiente eran transitorios en el ascendiente, y no a la inversa, como postula la expresada "ley". También contradice la "ley" de DOLLO, de la irreversibilidad de la evolución, ya que por medio de la neotenia se puede retornar a características que se presentaron en una etapa anterior y superada del desarrollo del tronco filético. Por estas características, la neotenia constituye un recurso para hacer marcha atrás en la evolución, y de esta manera resulta un procedimiento evolutivo muy adecuado para escapar a una especialización excesiva. Aunque la neotenia conduce a una simplificación de la organización, no debe asimilarse a ella toda evolución regresiva. La reducción morfológica de los parásitos es, por ejemplo, bien distinta; se trata aquí de la adquisición de caracteres más sencillos, pero "nuevos". La neotenia se manifiesta, a veces, tan sólo en algunos caracteres morfológicos del organismo; en otras ocasiones afecta al desarrollo general.

En diversos grupos de crustáceos de agua dulce, se pueden detectar fenómenos de neotenia. Unas veces se presenta accidentalmente dentro de una especie; otras, como característica propia de ciertas razas ecológicas; otras, en fin, como factor de gran importancia en la evolución de grupos enteros. En estas líneas presentaremos unos cuantos ejemplos, tratando de interpretar el significado de la neotenia en la evolución de los biotas de agua dulce.

LOS CICLÓPIDOS.—Según el mejor conocedor de los copépodos de este grupo, KIEFER (1928) siguiendo a GRAETER, las formas más antiguas son grandes, con las antenas y patas formadas por numerosos segmentos y las sedas furcales de longitud relativamente más homogénea. En todo el grupo hay una evolución por reducción del número de artejos de los apéndices y por aumento de diversificación de las sedas furcales. La primera variación, por lo menos, puede interpretarse como neoténica. KIEFER hace notar que cuando se fundamenta la sistemática en caracteres sometidos a una intensa neotenia filética (por ejemplo, número de artejos de las antenas), se hacen secciones "transversales" a través del árbol filético reuniendo diferentes ramas y despreciando el parentesco más íntimo, basado en la descendencia directa. KIEFER prefiere prescindir de estos caracteres de convergencia en la sistemática, y su opinión nos interesa sobremanera, por cuanto más adelante, al tratar de los concostáceos, nos enfrentaremos con un problema exactamente igual, pero que ha recibido una solución más imperfecta.

En estas líneas nos ocuparemos sólo de los casos de neotenia de menor importancia, es decir, que tienen lugar dentro de grupos a los que se da categoría específica, y afectan sólo a la reducción del número de artejos de los apéndices.

La especie *Diacyclops bicuspidatus* presenta una forma cuyas antenas constan de 14 artejos en vez de 17, que es lo normal en el tipo. Dicha forma fué descrita como especie, bajo los nombres de *Cyclops Lubbocki* Brady, *C. odessanus* Schmankewitsch y *C. helgolandicus* Rehberg y hoy se la suele denominar *D. bicuspidatus* var. *Lubbocki*. Esta "variedad" no se presenta en individuos aislados, sino en poblaciones enteras, y presenta características ecológicas y geográficas diferentes del tipo, es decir, la neotenia de las antenas es una característica racial. La "var." *Lubbocki* se halla especialmente en aguas salinas, por lo menos en Centroeuropa, porque en nuestro país, lo mismo que en el Norte de Africa, parece ser la única forma presente, tanto en aguas dulces como en las ligeramente saladas. En efecto, todavía no hay referencia segura del hallazgo de *D. bicuspidatus* típico en nuestra Península.

En *Diacyclops bisetosus*, una especie muy afín a la anterior, también con antenas de 17 artejos, he podido encontrar formas sexualmente adultas (hembras ovíferas), cuyas antenas tenían no más de 14 artejos, constituyendo así un caso paralelo al ofrecido por la "var." *Lubbocki* de *C. bicuspidatus* (MARGALEF, 1948). Pero aquí estos ejemplares neoténicos se hallaban mezclados con una población normal en agua salada, de manera que no existía segregación racial. El hecho de encontrarse juntas las dos formas, indica que sus diferencias fenotípicas no se deben sólo a la acción del medio. Este ejemplo nos ilustra sobre el posible origen de razas neoténicas. Indudablemente, en *D. bisetosus*, si las formas con antenas de 14 artejos tienen un valor selectivo positivo con respecto a la forma normal, aquella forma deberá extenderse y dominar. No debe ser otro el origen de la neotenia como carácter racial en *D. bicuspidatus* "var." *Lubbocki*. La selección de las formas con antenas de 14 artejos implica ligeras diferencias de valencia ecológica entre la forma neoténica y la normal, sugeridas también por la distribución actual de las poblaciones de ambas, pues, como hemos visto, en *D. bicuspidatus* la forma neoténica es más halófila que la normal.

Con el nombre de f^a *Clausii* Heller, se ha descrito una forma de *Megacyclops viridis*, cuyas antenas tienen 11 artejos en vez de 17 y cuyas patas presentan dos artejos en cada rama en lugar de tres. Se trata de una forma neoténica, generalmente de mayor tamaño y más descolorida que la típica. PIROCCHI (1943) pone de manifiesto el diferente comportamiento ecológico de ambos tipos. En los lagos italianos, la forma normal se encuentra en la zona litoral, mientras que en las aguas más frías de gran profundidad (lago de Como, por ejemplo) se pesca la forma neoténica, o sea la f^a *Clausii*. Esta segregación ecológica nos permite atribuir un valor selectivo a la neotenia en esta especie, como en el caso de *Diacyclops*.

Los tres ejemplos anteriores son perfectamente comparables entre sí; una consecuencia práctica que se deduce inmediatamente es la necesi-

dad de unificar la nomenclatura. En los casos en que constituyen razas ecológicas o razas geográficas, la solución más adecuada es considerarlas como subespecies; así escribiremos: *Diacyclops bicuspidatus* subsp. *Lubbocki*, *Megacyclops viridis* subsp. *Clausi*. Cuando las formas se presentan accidentalmente, sin segregación, no proporciona ninguna ventaja sensible darles un nombre.

LOS ANFÍPODOS.—*Gammarus pulex* subsp. *pulex* es un anfípodo que vive en las aguas dulces de la mayor parte de Europa, incluso en las costas y en islas adyacentes; pero parece que no llega al Africa. Esta subespecie no se halla en las altas montañas, excepto quizá en los Pirineos, porque en ellas está substituída por alguna otra subespecie vicaria. Una de éstas, *G. pulex* subsp. *fossarum* (= *G. Delebecquei*, auct.), tiene su centro de dispersión en los macizos alpinos, extendiéndose a través de Francia hasta Normandía; presenta también un núcleo pirenaico (PACAUD, 1945). *G. pulex* subsp. *fossarum* presenta ciertas características que lo asemejan a estadios juveniles de la subespecie *pulex*: tamaño menor, sedas más sencillas y menos numerosas, número de calcéolos más pequeño, etc. Ya SCHELLENBERG consideró a la subsp. *fossarum* (como asimismo a *Gammarus subnivalis* Martynov) como una forma neoténica determinada por un ambiente excesivamente frío; luego al hallar juntas ambas formas, o sea las subsps. *pulex* y *fossarum*, abandonó aquella interpretación. Yo creo, sin embargo, que es perfectamente sostenible, en el sentido que no se trata de una neotenia accidental inducida exclusivamente por el ambiente —como en el caso del ajolote—, sino de una neotenia determinada genéticamente, como parece ser el caso de los *Diacyclops*.

Una especie marina, *Gammarus locusta* presenta una forma que vive en las aguas más o menos desaladas del litoral, determinada como subsp. *aequicauda* (Martynov). Entre las diferencias morfológicas que existen entre la forma marina y la de agua salobre, ocupan un lugar primerísimo las que pueden atribuirse a neotenia. La subsp. *aequicauda* es menor, sus antenas constan de menos artejos y las ramas de los urópodos son más iguales. En otra especie próxima, *Gammarus Zaddachi* (SEGERSTRALE, 1947) ocurre una variación paralela; la forma de agua dulce o salobre —subsp. *Zaddachi*— es menor, con menos artejos en las antenas y armadura del pleon y del telson más reducida que en la forma de agua marina —subsp. *oceanicus*—; las dos formas habitan las aguas del norte de Europa, conociéndose tipos intermedios que forman una transición entre ambas.

En cada uno de los ejemplos anteriores vemos que también entre los anfípodos del género *Gammarus*, existen razas ecológicas cuyas características morfológicas pueden interpretarse como debidas principalmente a la neotenia. En el caso de las especies de origen marino, las formas

neoténicas corresponden a las que invaden las aguas salobres y dulces, lo cual forma un interesante paralelo con las reliquias marinas en las aguas dulces escandinavas, estudiadas por EKMAN (1919), a las que más adelante nos referiremos.

LA SERIE FILÉTICA CONCOSTRÁCEOS-CLADÓCEROS.—La distinción fundamental entre los cladóceros y el resto de los branquiópodos, consiste, según WOLTERECK (1919), en el acortamiento del cuerpo, reducción del número de segmentos y de sus apéndices y disminución del número de células en los cladóceros. Los cladóceros son "oligocitarios", el organismo de una *Daphnia* está completo cuando tiene 1.000 células; en cambio, con este número, el cuerpo de un *Branchipus* se hallará en una fase muy atrasada de su desarrollo. ERIKSON (1943), en lugar de oponer en la clasificación los cladóceros al resto de los branquiópodos, como suele hacerse generalmente, insiste en la importancia de las semejanzas que existen entre cladóceros y concostráceos (*Conchostraca*), reuniendo a ambos en un grupo más amplio, para el que propone la denominación de *Onychura*. De esta manera, la clase de los *Branchipoda* comprendería los tres grupos: *Anostraca*, *Notostraca* y *Onychura*. ERIKSON piensa que los concostráceos o sus antepasados han dado origen a los cladóceros por neotenia.

Si imaginamos que esta evolución se ha realizado a través de etapas que corresponden aproximadamente a las características morfológicas de las siguientes familias actuales (*Limnadiidae*) → (*Imnadiidae*) → (*Caenestheriidae*) → (*Cyzicidae* y *Leptestheriidae*) → (*Cyclestheriidae* y *Lynceidae*), los cambios morfológicos que la jalonan consisten en una reducción del número de células del cuerpo, del número de segmentos pedíferos, del número de artejos de las antenas, de la armadura de sedas del dorso del abdomen y, a la vez, de una mayor diferenciación de la cabeza. El estudio de las formas larvarias de los concostráceos contribuye a acentuar el convencimiento de que los cladóceros derivan de ellos por neotenia o pedomorfosis. En el principio de su desarrollo, un concostráceo atraviesa las fases de nauplio, metanauplio y la forma larvaria que BOTNARIUC (1948) llama heilófora. La organización de esta última larva semeja bastante a la de un cladóceros: el caparazón es bivalvo y deja libre la cabeza; el telson asoma por la parte posterior; las anténulas son cortas, sencillas, con sedas sensitivas en su extremo distal; las antenas posteriores son bifurcadas, con pocos artejos; existen 5 ó 6 pares de patas, y el extremo del postabdomen, telson o abreptor (ERIKSON) es mucho más sencillo que en un concostráceo adulto, asemejándose, en cambio, al de un cladóceros. El organismo de un cladóceros detiene su desarrollo cuando está en fase comparable a la de heilófora, adquiriendo entonces el poder de reproducirse. La extraordinaria frecuencia de la partenogénesis entre los cladóceros, en contraste con la reproducción bisexual de los concostráceos,

puede estar relacionada con la pedogonia. Naturalmente la neotenia es un aspecto, muy importante, eso sí, en el paso de los concostráceos a los cladóceros; pero a ella se añaden otras modificaciones y reconstrucciones adaptativas. Ciertas formas actuales —*Cyclestheria Hislopi*, por ejemplo— de caracteres intermedios, nos ilustran el camino que se ha podido seguir para pasar de los concostráceos a los cladóceros.

En el supuesto que la derivación de los cladóceros a partir de los concostráceos, por neotenia, sea correcta, cabe inquirir el valor adaptativo de la pedomorfosis, necesario para que el cambio tenga valor selectivo positivo y se fije por selección natural. La pequeñez de tamaño de los cladóceros trae como consecuencia un desarrollo más rápido y, por tanto, un mayor número de generaciones dentro de un período de tiempo determinado. La disminución de la talla lleva aneja una reducción del número de huevos, ya que éstos tienen un volumen mínimo. Estas características constituyen preadaptaciones a determinadas condiciones ecológicas. WOLTERECK (1919) indica ya que los filópodos grandes sólo pueden vivir y de hecho viven en biotopos donde carecen de enemigos. En efecto, tales crustáceos, se hallan en aguas temporales, más o menos saladas, que no alojan peces ni otros predadores de su talla. Los cladóceros, en cambio, por su pequeñez, pueden vivir en medio de sus enemigos. Debe tenerse en cuenta que la misma producción representan 10 concostráceos de 8 mm. que 5.000 cladóceros de 1 mm., mientras que la posibilidad de supervivencia y potencial biótico de los últimos es mucho mayor y más si son partenogenéticos, aun en un biotopo poblado por peces u otros predadores. Por otro lado, la brevedad de desarrollo de los cladóceros permite a algunas formas de este grupo colonizar aguas efímeras, de duración demasiado corta para la vida de los concostráceos.

En este caso tenemos una neotenia de más alcance que la ilustrada por los ejemplos sacados de los ciclópodos y de los *Gammarus*. De su comprobación derivan consecuencias aplicables a la sistemática que vamos a exponer a través de un ejemplo.

El antiguo género *Estheria* Strauss-Dürkheim 1837 (*Conchostraca*) —nombre invalidado por existir un género de dípteros *Estheria* Robineau-Desvoidy 1830— fué subdividido por DADAY (1915) en cuatro géneros nuevos: *Caenestheria*, *Caenestheriella*, *Eocyzicus* y *Cyzicus*, basándose especialmente en la forma del rostro y del ángulo occipital (figura 1). Sin embargo, esta nueva distribución nunca ha gozado de verdadera aceptación, aunque se la haya seguido; se ha criticado el valor de los caracteres en que se basa (GAUTHIER, 1933) y hasta se ha propuesto reponer el género *Estheria* en su primitiva acepción (GURNEY, 1927). Por otra parte, la biogeografía de cada uno de aquellos cuatro géneros resulta muy confusa y desprovista de significado.

Desde los puntos de vista que informan las presentes páginas, se comprueba que en *Eocyzicus* se acumulan numerosos caracteres neoténicos:

la forma roma del ángulo occipital es uno de ellos; otros son la reducción del número de segmentos pedíferos, disminución del número de artejos en las ramas de las antenas anteriores y reducción de las espinas y sedas del dorso del abdomen. El conjunto de estas características define mejor a la mayoría de las especies que se han venido denominando *Eocyzicus* que el contorno cefálico. Ampliando estas ideas parece verosímil que de *Caenestheriella* se pueda pasar a *Caenestheria* o a *Cyzicus* y que *Eocyzicus* puede derivarse de cualquiera de aquellos tres "géneros". El "gé-

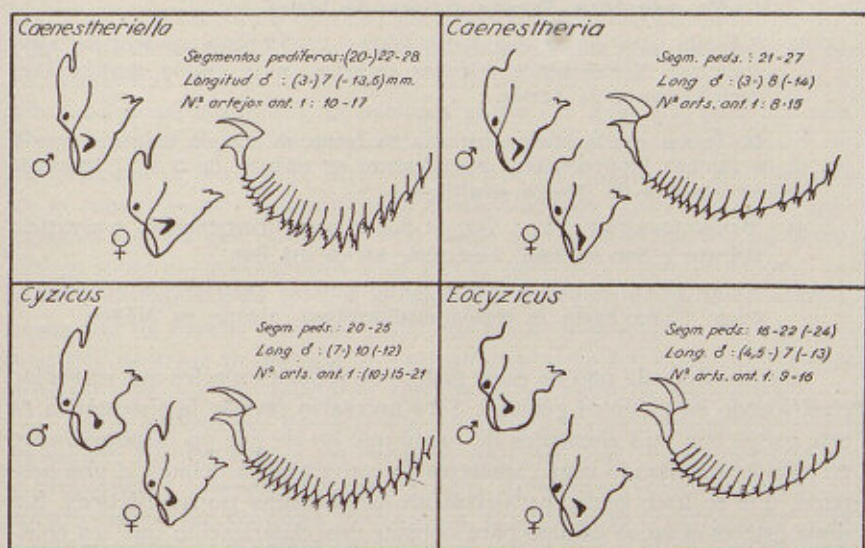


FIG. 1. — Representación esquemática y gráfica de las principales características usadas en la subdivisión del antiguo género *Estheria*. Se dibujan los contornos cefálicos y el postabdomen de las formas típicas. Las especies reunidas en el género *Caenestheriella* son las de morfología más completa, las que se agrupan en el *Eocyzicus* son las que reúnen mayor número de caracteres neoténicos.

nero" *Eocyzicus* pierde valor porque viene a encerrar formas neoténicas que pueden pertenecer a diferentes series. Es una sistemática artificial, basada en la convergencia, que puede criticarse aplicando las ideas de KIEFER, expuestas unas páginas atrás, al tratar de los ciclópodos.

Sería procedente intentar una nueva clasificación de todo el grupo. No estoy en condiciones de proponerla por la falta de material de estudio, y es aventurado establecerla con los datos existentes en la bibliografía. Sin embargo, parece que la estructura del telson y de las patas de los dos primeros pares en el macho, así como el número de tubérculos sensitivos en las segundas antenas, son caracteres bastante utilizables. Ba-

sándose en ellos y en datos sacados especialmente de la monografía de DADAY (1915) se llega a la distribución siguiente, bastante lógica también desde el punto de vista zoogeográfico.

A. Telson con la lámina de borde sencillamente cóncavo y provista de numerosas espinas (14 a 50) poco diferenciadas o todas semejantes. Segunda antena con un número relativamente elevado de lóbulos sensitivos, que oscila entre 12 y 24. Especies de la Arctogea.

- a) Segunda pata del σ sin sedas largas. Dos subgrupos, según que el borde de las manos prensiles del σ o sea recto o muy sinuoso. Distribución geográfica, Eurasia y Norte de Africa.
- b) Segunda pata del σ con sedas largas. Distribución geográfica: especialmente Norteamérica, algunas especies en la región mediterránea o en el Norte de Africa.

B. Telson con la lámina cortada en forma de ángulo entrante provista de espinas diferenciadas, generalmente en número de 5 a 17. Segunda antena con 8 a 20 lóbulos sensitivos.

- a) Manos prensiles del σ con el borde recto. Distribución geográfica: Oriente y Sur de Asia, Australia, Africa del Sur.
- b) Manos prensiles del σ con el borde sinuoso. Distribución geográfica: desde China hasta la región mediterránea, alguna en Méjico.

Dentro de cada uno de estos grupos se reúnen especies que se venían clasificando en distintos géneros. Será necesario revisar la sistemática de este grupo con más elementos de juicio que los de que yo dispongo, pero en todo caso evitando usar caracteres de convergencia debidos a una neotenia, que se hace sentir paralelamente en distintas ramas filéticas. Sin duda este es el único camino para obtener una clasificación que sea coherente con la biogeografía.

CONCLUSIONES GENERALES. — La neotenia filogenética o pedomorfosis no es un acontecimiento raro en la evolución de los crustáceos de agua dulce. Puede presentarse accidentalmente en algunos individuos de una población, como característica de razas ecológicas o geográficas, o como origen de formas sistemáticas muy diferentes. De los tres casos hemos visto ejemplos. Las formas neoténicas han de presentar ventajas adaptativas o diferente valencia ecológica, para que lleguen a constituir la totalidad de las poblaciones. Como mecanismo evolutivo, la neotenia tiene interés por permitir retornar a una morfología "antigua" y menos especializada de manera más rápida que a través de una lenta acumulación de mutaciones, puesto que la detención de desarrollo y precocidad en la reproducción vienen, generalmente, gobernados por pocos factores de herencia, los cuales tienen, por tanto, la significación de "genes constructivos", para usar la misma expresión que RENSCH (1947) emplea para los genes que gobiernan el tamaño absoluto del organismo.

La neotenia es de gran importancia cuando las condiciones de ambiente describen un ciclo y retornan a ser las mismas que eran en época muy antigua, con una rapidez excesiva para permitir a los organismos hacer marcha atrás en su evolución, si ésta tuviera que realizarse a través de una larga serie de mutaciones. Precisamente los biotopos de agua dulce están sometidos a un desarrollo cíclico gobernado por la alternancia de épocas de peneplanación, erosión, colmataje y recalentamiento y períodos orogénicos o glaciaciones. Durante la primera fase del ciclo, tiene lugar un lento proceso de eutrofización, que conduce a la evolución de las especies a través de caminos paralelos (ecogénesis, MARGALEF, 1944), con la apariencia de una ortogénesis. Cuando cambian rápidamente las características ecológicas en la otra fase del ciclo, por las glaciaciones o por fenómenos orogénicos, la neotenia puede ser muy útil para retornar a una condición poco especializada, o mejor adaptada a las nuevas características de ambiente. Muy conocido es el ejemplo de las *Paludina* de la cuenca lacustre pliocénica de Eslavonia, cuya concha se va complicando a medida que pasa el tiempo, hasta que se extinguen en su forma última sobre el suelo europeo. Hoy en día, después de las glaciaciones, las formas que quedan en Europa se asemejan a las más antiguas de la serie, o sea son de concha sencilla. Claro que no se sabe exactamente si derivan por neotenia de las que se extinguieron o si descienden de formas siempre sencillas que quedaron confinadas en biotopos adecuados.

Entre las especies marinas que retornan a vivir en aguas con menor salinidad, son frecuentes los casos de neotenia. Los hemos mencionado a propósito de *Gammarus locusta* y de *G. Zaddachi*. EKMAN (1919) en su estudio sobre las reliquias marinas en aguas dulces escandinavas hace notar la tendencia a disminuir el tamaño del cuerpo y el número de artejos de las antenas (*Mysis*, *Pontoporeia*) y al tratar del isópodo *Chiridothea* escribe (loc. cit., pág. 511): "Neben der Zuwachshemmung hat somit der Übergang zum Leben im brackigen und süßsen Wasser auch einen Rückgang zu einem phylogenetisch älteren Stadium herbeigeführt".

SUMMARY

Phylogenetic neoteny is an important path of evolution. They allow to escape "biogenetic law" and return to a primitive organization.

Diverse copepoda (*Diacyclops*, *Megacyclops*) present examples of neoteny, specially in the number of joints of antennae and limbs. The neotenic forms may reach the value of ecological or geographical races, and then should be named as subspecies.

In *Gammarus* the most outstanding case is those of the marine species that give brack water neotenic forms (*G. locusta*, *G. Zaddachi*).

Neoteny is well exemplified in the series Conchostraca-Cladocera, and evidenced by the larvae of Conchostraca (helophora), the existence of forms of passage (*Cyclestheria*) and diverse morphological reductions. The selective value of neotenic forms is emphasized: best defence against predators, increased biotic potential, shorter cycles and, perhaps, parthenogenesis.

The genus "*Estheria*" has been distributed by DADAY in four new genera. This classification is criticized because pays no attention to neoteny and disregards biogeography. New criteria for classification are suggested, based in the morphology of telson, prehensible limbs of ♂, and second antennae.

The neoteny in fresh water crustaceans is related to a cyclic development of biotopes. The neotenic pathway of evolution is useful when conditions are changing rapidly —glaciation, orogenesis— and return to their remotely ancient characteristics.

BIBLIOGRAFIA

- BARNARD, K. H.—1929. A revision of South African Branchipoda (Phyllopoda). *Annals South Afr. Museum*, 29:181-272.
- DE BEER, G. R.—1940 a. Embryos and ancestors. Oxford, Univ. Press. 1-108.
- 1940 b. Embriology and Taxonomy. In HUXLEY: *The New Systematics*, 365-393.
- BOTNARIUC, N.—1948. Contribution à la connaissance du développement des Phyllopoies Conchostracés. *Bull. Biol. France Belgique*, 82:31-36.
- CLOUD, P. E., jr.—1948. Some Problems and Patterns of Evolution exemplified by fossil Invertebrates. *Evolution*, 2:322-350.
- DADAY DE DÉES, E.—1915. Monographie systématique des Phyllopoies conchostracés. *Ann. Sc. Naturelles, Zoologie*, s. 9, 20:39-330.
- EKMAN, S.—1919. Studien über die marinen Relikten der nordeuropäischen Binnengewässer. VI. Die morphologische Folgen des Reliktwerdens. *Inter. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, 8:477-528.
- ERIKSON, S.—1934. Studien über die Fangapparate der Branchipoden nebst einige phylogenetischen Bemerkungen. *Zool. Bidr. Uppasala*, 15:23-287.
- GAUTHIER, H.—1933. Note sur certains Conchostracés de l'Algérie et de la Tunisie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 24:117-126.
- KIEFER, F.—1928. Über Morphologie und Systematik der Süßwasser-Cyclopiden. *Zool. Jahrb., Abt. Syst. Ökol. u. Geogr. d. Tiere*, 54:495-556.
- MARGALEF, R.—1944. Datos para la flora algológica de nuestras aguas dulces. *Publ. Inst. Bot. Barcelona*, 4, n.º 1:1-130.
- 1948. Estudios sobre la vida en las aguas continentales de la región endorreica manchega. *P. Inst. Biol. Apl.*, 4:5-52.

- PACAUD, A.—1945. Données morphologiques et écologiques sur les variétés de Gammarus (Rivulogammarus) pulex (L.) en France métropolitaine. *Bull. Soc. Zool. France*, 70:57-67.
- PIROCCHI, LIVIA.—1943. Un Ciclopide di profondità del Lago di Como. *Bolletino di Zoologia*, 14:33-48.
- REINSCH, B.—1947. Neue Probleme der Abstammungslehre. 1-407. Ferdinand Enke, Stuttgart.
- SCHELLENBERG, A.—1937. Kritische Bemerkungen zur Systematik der Süßwassergammariden. *Zool. Jahrb., Abt. System, etc.*, 69:469-516.
- SCHINDEWOLF, O. H.—1946. Zur Kritik des "Biogenetischen Grundgesetzes". *Die Naturwissenschaften*, 33:244-249.
- SEGERSTRALE, S. G.—1947. New observations on the distribution and morphology of the Amphipod, Gammarus Zaddachi Sexton, with notes on related species. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 27:219-244.
- WOLTERECK, R.—1919. Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren. 1-151. A. Francke, Bern.